Versuche zur Prägung bei phytophagen Insekten: Das Fraß- und Eiablageverhalten von *Gastrophysea viridula* Leg. (Coleoptera, Chrysomelidae)

von

WOLFGANG GREGOR STAGL, Wien

1. Einleitung

Der Begriff der „Prägung" ist von K. Lorenz in die zoologische Literatur eingeführt worden (Lorenz [1935], p. 270). Über den gegenwärtigen Forschungsstand dazu orientieren knapp und übersichtlich B. Tschanz (1971) und I. Eibl-Eibesfeldt (1972). Folgende Merkmale dieses Begriffes sind heute wohl von den meisten Autoren anerkannt:

a) Die Prägung ist eine Form von Lernen, unterscheidet sich aber von den übrigen Formen dadurch, daß der Lernvorgang „durch stammesgeschichtliche Anpassung sehr weitgehend determiniert" erscheint (Eibl-Eibesfeldt, op. cit.) (1) [1]. Dabei wird ein „erblich vorgegebenes Verhalten" (K. Immelmann, 1970) mit bestimmten Erfahrungen aus der Umwelt als den auslösenden Reizen verbunden. Wichtig ist dabei (vor allem für experimentelle Arbeiten), daß dies „überindividuelle, artkennzeichnende Merkmale" (Eibl-Eibesfeldt, op. cit.) sind (2).

b) Die Prägung ist auf eine „sehr kurze und scharf umschriebene Periode des individuellen Lebens" (Lorenz, 1967) beschränkt. Diese bezeichnet man als die „kritische" oder „sensible" Phase. E. H. Hess (1959) hat gezeigt, daß sie nicht ausschließlich im frühen Alter angesetzt werden muß und daß sie individuell sehr variabel sein kann.

c) Die Prägung ist kaum reversibel, d. h. die so erworbene Verbindung von Reizen und Reaktionen kann nur sehr schwer rückgängig gemacht werden (3).

Die meisten experimentellen Untersuchungen von Prägungsvorgängen liegen bisher für Vertebraten vor, wobei die interessantesten wohl für Vögel gemacht worden sind (Immelmann, op. cit.). Prägungsversuche bei Insekten (insbesondere des Fraß- und Eiablageverhaltens phytophager Insek-

---

[1]) Die eingeklammerten Hinweiszahlen beziehen sich auf die Anmerkungen am Schluß der Arbeit.

ten) sind demgegenüber nur in spärlichem Umfange gemacht worden, obgleich dies für das Studium der Ausbreitung und Bekämpfung von Schädlingen von eminent praktischer Bedeutung sein könnte.

Normalerweise legen phytophage Insekten ihre Eier nur an solchen Pflanzen ab, an denen sie zuvor selbst aufgewachsen sind. Da bei oligobis polyphagen Insekten mehrere Futterpflanzen zur Auswahl stehen, könnte man, etwa im Sinne des „Hopkinschen Futterpflanzen-Auswahlprinzips" (4), die Hypothese aufstellen, daß von den Imagines solcher Insekten jene Pflanzen bevorzugt werden, an denen sie zuvor als Larven gefressen haben. Daraus könnte man weiter schließen, daß ihr Fraß- und Eiablageverhalten durch Lernen, etwa in Form der Prägung, beeinflußt wird. Zu diesem Problem sind einige wenige, z. T. widersprüchliche Experimente durchgeführt worden. In einer schematischen Darstellung von experimentell belegten Behauptungen soll hier eine skizzenhafte Übersicht des Problemstandes gegeben werden:

a) Insekten sind in ihrem Fraß- und Eiablageverhalten nicht prägbar. Diese Annahme machten in neuester Zeit z. B. D. Pimentel, J. C. Smith und J. Sonas (1967) aufgrund ihrer Versuche (5).

b) Das Fraß- und Eiablageverhalten von Insekten ist prägbar. Behauptungen dieser Art lassen sich wie folgt untergliedern:

   ba) Es gibt eine klar begrenzte sensible Phase im frühen Alter. Dafür sprechen u. a. neuerdings die Experimente von T. Jermi, F. E. Hanson und V. J. Dethier (1968) (6).

   bb) Die sensible Phase ist schwer abgrenzbar und Prägung ist während des ganzen Larvalstadiums möglich. Dies wird durch die Resultate von W. Hovanitz und V. C. S. Chang (1962), von Hovanitz (1969) und von W. Kühnelt (1970) erhärtet (7).

c) Das Verhalten phytophager Insekten im allgemeinen, und ihr Fraß- und Eiablageverhalten im besonderen, ist aufgrund von Lernprozessen veränderbar, die aber nicht als „Prägung" bezeichnet werden können.

   ca) Insekten lernen durch Konditionierung (8), und zwar auch im Imaginalstadium.

   Darauf weisen die Versuche von W. H. Thorpe und F. G. W. Jones (1937) hin, nach welchen jedoch die „Konditionierbarkeit" im Larvalstadium am stärksten ausgeprägt ist (9). Thorpe macht auch in einer neueren Arbeit (1963) prinzipiell keinen Unterschied zwischen Prägung und Konditionierung.

   cb) Durch Konditionierung erlernte Verhaltensweisen können auf nachfolgende Generationen übertragen werden. Eine solche Ausdehnung von Konditionierungseffekten (welche man vielleicht bes-

ser als „Dauermodifikationen" bezeichnen sollte) über eine, leider nicht näher angegebene Anzahl von Generationen von Versuchstieren hinweg findet sich in russischen Arbeiten, so bei I. V. Kozhancikov (1958) und V. I. Kusnietzov (1952). Diese Autoren versuchen, durch Verbindung der Konditionierung mit dem Hopkinschen Futterpflanzen-Auswahlprinzip die Entstehung neuer Arten bei Insekten zu erklären und zu beweisen (10). Daß man ihre Ergebnisse nicht einfach zusammen mit denen der Lyssenko-Schule (11) ablehnen kann, zeigt eine moderne amerikanische Untersuchung von Hovanitz (1969), welche, allerdings in vorsichtiger Weise, zu ähnlichen Konklusionen kommt (13).

d) Das Hopkinsche Futterpflanzen-Auswahlprinzip gilt nicht. Im Gegensatz zu allen oben genannten Arbeiten steht eine Untersuchung von N. Takata (1961), nach welcher die Fütterung mit einer bestimmten Pflanze um so eher zur Vermeidung derselben als Nahrungs- und Eiablage-Möglichkeit führt, je länger die Fütterung anhält (14).

Aufgrund dieser Widersprüche schien eine neuerliche experimentelle Überprüfung des Problems geboten.

2. Zur Versuchsdisposition

Die Versuche, die hier kurz zusammengefaßt werden sollen, sind in der (maschinenschriftlich vorliegenden) Dissertation des Verf. (W. Stagl, 1973) (14) ausführlicher referiert. Auf diese sei hiermit für eine eingehendere Beschreibung der Versuchsbedingungen, der Versuchsgeräte und der Versuchsabläufe verwiesen. Als Versuchstier wurde *Gastrophysea viridula* (Coleoptera, Chrysomelidae), der *Ampferblattkäfer,* verwendet. Folgende Gründe waren dafür maßgebend:

a) Die europäischen Populationen von *Gastrophysea* nehmen unter natürlichen Bedingungen nur *Rumex* sp. (Ampfer) als Nahrung an, sind also de facto monophag. Aus der Literatur (15) geht jedoch hervor, daß auch einige andere Pflanzen befressen werden, wenn Ampfer nicht in ausreichendem Maße zur Verfügung steht, daß also dieses Insekt tendentiell oligophag ist. Nun waren bei fast allen oben angeführten Experimenten die Versuchstiere polyphag. Dies könnte in die Ergebnisse einen systematischen Fehler eingebracht haben, da der Grund der Bevorzugung der einzelnen Nahrungspflanzen als schwer meßbar erscheint. Es schien daher angebracht, ein oligophages Versuchstier zu verwenden, das eine möglichst geringe Zahl von Alternativen hinsichtlich des Fraßverhaltens aufweist.

b) Der Ampferblattkäfer hat in allen Stadien dieselben Futterpflanzen und legt auch seine Eier auf diese ab.

c) Die Haltung des Ampferblattkäfers ist unkompliziert und wenig aufwendig. Die Generationenfolge ist rasch; unter Laborbedingungen waren 12 Generationen im Jahr möglich.

Ein Vorversuch bestand in der Ermittlung einer Alternativfutterpflanze zum Ampfer. Dazu wurden sämtliche bekannte Ersatzfutterpflanzen (*Rheum officinale* [Rhabarber], *Rheum palmatum* [Chinarhabarber], *Vicea faber* [Pferdebohne], *Vicea sativa* [Wicke], *Phagopyrum sagittatum* [Buchweizen], *Beta vulgaris* [Runkelrübe], *Brassica oleracea* [Kohl] und *Vitis vinifera* [Weinrebe]) Versuchstieren aus der Ausgangspopulation ab ovo sowohl als ausschließliche Nahrung wie auch (in allen Stadien) zur Wahl dargeboten. Die Pflanzen, auf denen es nicht möglich war, zumindest eine Generation zur Entwicklung zu bringen, wurden für den weiteren Versuchsgang ausgeschieden. Bei diesem Vorversuch erwies sich einzig *Rheum palmatum,* der Chinarhabarber, als geeignet, dem Ampferblattkäfer in allen Stadien und sogar über viele Generationen hin als ausschließliche Nahrungs- (und Eiablage-)Pflanze zu dienen. Der Chinarhabarber (16) ist in unseren Breiten nicht heimisch, wurde aber als Zier- und Heilpflanze aus Ostasien eingeführt. Wie viele als monophag bezeichnete Insekten ist also der Ampferblattkäfer tatsächlich weniger spezialisiert, als ursprünglich angenommen wurde (17); er ist also eigentlich als oligophag zu bezeichnen. Der Stamm, der sich auf *Rheum palmatum* entwickelte, wurde bis zu 12 Generationen weitergezüchtet. Mit ihm wurden die Prägungsversuche durchgeführt. Folgende Überlegung lag dem zugrunde:

Sollte der Ampferblattkäfer in seinem Fraß- und Eiablageverhalten auf Chinarhabarber prägbar sein, dann müßte dies vor allem durch ausschließliche Fütterung ab ovo mit Chinarhabarber erreicht werden können. Die Prägung wäre dann mit Hilfe eines Versuches erfaßbar, bei dem solchen möglicherweise geprägten Versuchstieren die simultane Wahlmöglichkeit zwischen Ampfer und Chinarhabarber geboten wird. Sie müßte sich bei diesen (gegenüber einer Kontrollgruppe von ausschließlich mit Ampfer aufgezogenen Versuchstieren) in einer statistisch signifikanten Bevorzugung des Chinarhabarbers äußern.

Bei einem solchen Wahlversuch müßten folgende Gruppen von Versuchstieren miteinander verglichen werden:

(A) = ab ovo bis zur Verpuppung ausschließlich auf Ampfer gehaltene Tiere, und

(C) = ab ovo bis zur Verpuppung ausschließlich auf Chinarhabarber gehaltene Tiere.

Um eine etwa eingetretene Prägung graduell besser erfassen zu können, müßte noch folgende Zwischengruppe eingeführt werden:

(AC) = Tiere, denen ab ovo bis zur Verpuppung beide Pflanzen simultan zur Verfügung standen.

Um schließlich noch eine Dauermodifikation über mehrere Generationen, wie russische Autoren sie behauptet haben, erfassen zu können, müßte ein Stamm über mehrere Generationen gezogen und für den Wahlversuch etwa folgendermaßen untergliedert werden:

(C6) = seit 6 Generationen,

(C7) = seit 7 Generationen und

(C8) = seit 8 Generationen ausschließlich auf Chinarhabarber gehaltene Tiere.

3. Das Fraßverhalten

Bei den Versuchen hierzu wurden jeweils zehn Versuchstiere aus einer der oben definierten Gruppen in eine Plastikdose gegeben. Es waren dies soeben aus der Puppe geschlüpfte Imagines, da diesem Experiment die Annahme zugrunde lag, daß eine mögliche sensible Phase vor der Verpup-

pung liegen müßte. Ihnen wurde Ampfer und Chinarhabarbar in genormten Blattscheiben simultan dargeboten. Zwei Ampferblattscheiben wurden nebeneinander auf die eine, zwei Chinarhabarberblattscheiben auf die andere Seite des Bodens einer geschlossenen Dose gelegt. Die angefressenen Scheiben wurden alle 24 Stunden durch frische ersetzt. Die tagtägliche Fraßmenge wurde mit einer ähnlich auch von M. Kogan und R. D. Goeden (1969) empfohlenen photometrischen Technik gemessen. Die Lichtdurchlässigkeit der ausgestanzten Blattscheiben wurde bei konstanter Beleuchtung mit Hilfe einer Selenzelle und eines mit dieser gekoppelten Voltmeters gemessen. Der gleiche Vorgang wurde mit der befressenen Blattscheibe wiederholt. Die positive Korrelation zwischen der Fraßmenge und der Lichtdurchlässigkeit ließ sich im Koordinatensystem linear darstellen. Somit ergibt sich aus der Differenz zwischen der ersten und der zweiten Messung die Fraßmenge.

Für die Gruppe (A) (s. Abschn. 2) wurden vier, für (C) fünf, für (AC) drei und für (C 6), (C 7) und (C 8) je zwei Dosen zu je 10 Versuchstieren verwendet. Die täglichen Ablesungen der Fraßmenge wurden so lange weitergeführt, bis mindestens 50 % der Tiere in einer Dose eingegangen waren. Durchschnittlich war dies am 27. Tage nach Versuchsbeginn der Fall.

Im folgenden soll verstanden werden unter

Gruppe: eine Gesamtheit von unter gleichen Bedingungen aufgezogenen Versuchstieren, wobei zwischen den Gruppen A, C, AC, C 6, C 7 und C 8 unterschieden wird, welche in Abschnitt 2 definiert worden sind;

Dose: jeweils 10 Versuchstiere aus einer dieser Gruppen, welche vom Schlüpfen aus der Puppe an bis zum Eingehen von mindestens der Hälfte in einer Plastikdose gehalten wurden.

Der Prozentsatz der gefressenen Ampfermenge bezogen auf die gesamte Fraßmenge in einer Dose war der Wert, mit Hilfe dessen der Vergleich zwischen den Gruppen angestellt wurde. In Tabelle 1 werden diese Werte für alle 18 Dosen dargestellt sowie ihre statistische Sicherung nach A. Mudra (1952) angegeben.

Zeichenerklärung zu Tab. 1.

Gruppe: gibt an, aus welcher der unter 2.) definierten Gruppe von Tieren (A, C, AC, C6, C7 oder C8) die 10 Versuchstiere in einer Dose stammten.

$\bar{D}$ = Mittelwert der Prozentsätze der täglich gefressenen Ampfermengen bezogen auf die gesamte Fraßmenge der 10 Tiere in einer Dose bis zum Ende des Versuches. Er wurde auf folgende Weise errechnet:

$\bar{D} = \frac{SD}{n}$, wobei SD = Summe der täglichen Ablesungen. Dabei wurde die Fraßmenge von jeder der beiden Ampfer- bzw. Chinarhabarberblattscheiben gemessen und deren prozentuelles Verhältnis zur gesamten Fraßmenge errechnet. Diese Tageswerte wurden bis zum Versuchsende addiert und sodann durch die Zahl der Tage des Versuchs (= n) dividiert. Der so gewonnene

Tab. 1

Gruppe	$\overline{D}$	s	m	m^2	n	t	Sicherung
A	64,4711	18,48	3,62	13,13	26	3,9	***
A	82,7968	16,45	2,86	8,20	33	11,4	***
A	80,5127	15,60	3,25	10,58	23	9,3	***
A	56,1226	23,84	4,03	16,24	35	1,5	0
C	60,3673	25,35	3,61	13,04	50	2,8	**
C	88,1661	11,46	2,20	4,86	27	17,3	***
C	74,8886	20,07	3,17	10,07	40	7,8	***
C	71,5258	18,86	3,85	14,82	24	5,5	***
C	73,3483	26,98	5,50	30,35	24	4,2	***
AC	66,8442	24,17	3,23	10,81	54	5,1	***
AC	61,5580	24,43	3,60	12,89	46	3,2	**
AC	66,9398	18,72	2,67	7,15	49	6,3	***
C6	81,9250	19,37	3,27	10,72	35	9,7	***
C6	83,9085	19,69	3,22	10,42	35	10,5	***
C7	54,5648	25,61	4,84	23,43	28	0,0	0
C7	76,9912	24,76	4,68	21,90	28	5,7	***
C8	68,7980	20,38	3,30	10,94	38	5,6	***
C8	71,7897	20,28	3,28	10,28	40	6,7	***

Mittelwert für Chinarhabarber wurde von dem der gesamten Fraßmenge abgezogen.

n = Anzahl der täglichen Ablesungen für eine Dose

s = Standardabweichung. Diese wurde aus folgender Formel errechnet:

$$s = \frac{1}{n-1} \sqrt{\left(SD^2 - \frac{(SD)^2}{n} \right)}$$

m = Mittlerer Fehler des Mittelwertes. Dieser wurde folgendermaßen errechnet:

$$m = \frac{s}{\sqrt{n}}$$

t = Testgröße, d. h. Grad der Abweichung der beobachteten Ergebnisse von der 1 : 1-Erwartung (Nullhypothese). Diese würde besagen, daß keine der beiden Pflanzen bevorzugt wird. t wurde folgendermaßen errechnet:

$t = \frac{D}{mD}$, wobei $mD = \frac{m^2 1 + m^2 2}{D1 - D2}$, wobei wiederum m1 der mittlere Fehler des Mittelwertes für Ampfer, m2 der mittlere Fehler des Mittelwertes für Chinarhabarber, D1 der durchschnittliche Prozentsatz des gefressenen Ampfers bezogen auf die Gesamtfraßmenge und D2 der durchschnittliche Prozentsatz des gefressenen Chinarhabarbers bezogen auf die Gesamtfraßmenge in der Dose ist.

Sicherung: Bedeutet Sicherung der Ergebnisse in Prozenten nach A. MUDRA, (1952):

* = 5 %ige (einfache) Sicherung

** = 1 %ige (hohe) Sicherung

*** = 0,1 %ige (sehr hohe) Sicherung.

Aus Tabelle 1 ergibt sich, daß von allen Gruppen, d. h. auch von den C-Gruppen der ab ovo ausschließlich mit Chinarhabarber gefütterten Versuchstiere, der Ampfer gegenüber dem Chinarhabarber in statistisch sehr hoch gesichertem Grade bevorzugt wurde. Dies spricht also gegen die Annahme, daß eine Prägung auf die Alternativfutterpflanze stattgefunden habe. Um nun noch den möglichen Einwand auszuschließen, daß eine Prägung sich zwar nicht in einer Bevorzugung des Chinarhabarbers, aber doch in einer statistisch signifikant geringeren Bevorzugung des Ampfers manifestieren könnte, wurde nun noch der Bevorzugungsgrad des Ampfers für jede Dose mit jeder anderen Dose verglichen. Diese Berechnung ist zu kompliziert, als daß sie in hier dargelegt werden könnte (18). Jedenfalls ergab sie, daß von einer signifikant geringeren Bevorzugung des Ampfers bei den C-Gruppen nicht gesprochen werden kann, daß also bei diesem Versuch keine Prägung des Fraßverhaltens stattgefunden hat. Auch eine ausschließliche Fütterung mit Chinarhabarber über mehrere Generationen (Gruppen C 6, C 7 und C 8) löste, im Gegensatz zu den Behauptungen der russischen Forscher, keine statistisch nachweisbare Präferenz für die Alternativfutterpflanze aus (19).

4. Das Eiablageverhalten

Wenn schon die Ergebnisse hinsichtlich des Fraßverhaltens negativ ausfielen, so ließ sich aber doch noch die Möglichkeit denken, daß das Eiablageverhalten durch die ausschließliche Fütterung ab ovo mit Chinarhabarber geprägt worden sein könnte. Für diese Vermutung könnten zwei Argumente angeführt werden:

a) Das Hopkinsche Futterpflanzen-Auswahlprinzip und

b) Die von Immelmann (1970) experimentell belegte Feststellung, daß die Prägung auf das Objekt einer Triebhandlung schon in einem Stadium erfolgen kann, in welchem diese Triebhandlung noch nicht ausgereift ist.

Zur Überprüfung dieser Vermutung wurde ein Labor- und ein Glashausversuch durchgeführt. Der Laborversuch zum Eiablageverhalten lief mit jenem zum Fraßverhalten parallel. Wie dort erwähnt wurde die Nahrung in den Dosen alle 24 Stunden gewechselt.

Dabei wurden die auf die herausgenommenen Blattscheiben abgelegten Eier unter einem Binokular ausgezählt. Wenn nun bis zur Verpuppung ausschließlich auf Chinarhabarber ernährte Versuchstiere diese Pflanze auch als Substrat zur Eiablage bevorzugen sollten, so müßte sich dies in einem statistisch erfaßbaren Unterschied ihres Eiablageverhaltens zu dem der mit Ampfer gefütterten Tiere äußern. Dank der Identität der Anordnung dieses Laborversuches mit der des Wahlversuchs zum Fraßverhalten konnten die gleichen Gruppen nunmehr auch hinsichtlich der Eiablage

miteinander verglichen werden. Demzufolge blieb auch die Zahl der Dosen pro Gruppe dieselbe.

In Tabelle 2 wird der Prozentsatz der auf Ampfer abgelegten Eier bezogen auf die Gesamtheit der abgelegten Eier für alle 18 Dosen dargestellt sowie ihre statistische Sicherung nach A. Mudra (1952) berechnet.

Tab. 2

Gruppe	$\bar{D}$	s	m	m²	n	t	Sicherung
A	63,0204	37,31	12,43	154,67	9	1,0	0
A	57,6041	47,04	15,68	245,92	9	0,4	0
A	75,2841	24,37	14,07	198,01	3	1,8	0
A	67,5989	23,64	7,47	55,88	10	2,3	•
C	72,1945	31,19	7,79	60,81	16	2,8	•
C	97,0191	6,89	2,07	4,31	11	22,6	•••
C	71,4416	34,92	8,73	76,25	16	2,4	•
C	86,2697	21,02	8,12	65,84	9	4,4	••
C	90,1107	19,08	6,03	36,44	10	6,6	•••
AC	64,5468	34,77	7,97	54,32	19	1,8	0
AC	63,0975	34,24	9,88	97,74	12	1,3	0
AC	79,3140	27,40	7,07	50,06	15	4,1	•••
C6	61,1170	34,52	10,40	108,34	11	1,0	0
C6	82,1506	27,51	8,70	75,71	10	3,6	••
C7	49,5122	27,13	9,04	81,79	9	0,0	0
C7	75,3283	23,16	7,72	59,61	9	3,2	•
C8	61,5616	33,41	9,26	85,90	13	1,2	0
C8	65,0745	24,96	7,20	51,92	12	2,1	0

Zeichenerklärung:
$\bar{D}$ = Mittelwert der Prozentsätze der täglich auf Ampfer abgelegten Eier bezogen auf die gesamte Menge der von den 10 Tieren in einer Dose bis zum Ende des Versuches abgelegten Eier. Er wurde folgendermaßen errechnet:

$\bar{D} = \frac{SD}{n}$, wobei SD = Summe der täglichen Ablesungen. Dabei wurden die auf die beiden Ampfer- bzw. Chinarhabarberblattscheiben abgelegten Eier gezählt und deren prozentuelles Verhältnis zur Gesamtzahl der abgelegten Eier errechnet. Diese Tageswerte wurden bis zum Versuchsende addiert und sodann durch die Zahl der Tage des Versuchs (= n) dividiert. Der so gewonnene Mittelwert der Eizahlen an Chinarhababarber wurde schließlich von der Gesamtmenge der abgelegten Eier abgezogen.

Übrige Zeichen: siehe Tabelle 1.

Aus Tabelle 2 ersieht man, daß alle Gruppen von Versuchstieren den Ampfer gegenüber dem Chinarhabarber als Eiablage-Substrat bevorzugten. Diese Bevorzugung ist jedoch statistisch wesentlich weniger gesichert als jene beim Fraßverhalten. Das ist darauf zurückzuführen, daß die Eiablage nicht mit derselben Häufigkeit erfolgt wie das Fressen. Jedenfalls läßt auch hier nichts auf eine möglicherweise stattgehabte Prägung schließen. Analog zum Fraßverhalten wurde auch beim Eiablageverhalten nun noch der Bevorzugungsgrad des Ampfers für jede Dose mit jeder anderen Dose verglichen, um auch hier eine statistisch signifikant geringere Bevorzugung des Ampfers bei den C-Gruppen auszuschließen. Auch diese Überprüfung ergab negative Resultate (20). Der Laborversuch bestätigte also nicht die Vermutung, daß im Sinne des Hopkinschen Futterpflanzen-Auswahlprinzips durch ausschließliche Fütterung ab ovo mit Chinarhabarber das Eiablageverhalten auf diese Pflanze geprägt werden könnte.

Zur zusätzlichen Überprüfung dieses Versuchs wurde noch ein Glashausversuch unter dem Freiland angenäherten Bedingungen durchgeführt. Dabei wurden jeweils eine Ampfer- und eine Chinarhabarberpflanze so aufgestellt, daß ihre Blätter sich möglichst viel berührten. Auf einer der beiden Pflanzen wurde nun ein Eigelege angebracht. Die aus diesem geschlüpften (jeweils etwa 35 [21]) Eilarven waren die Versuchstiere. Dieselben konnten sich nun auf „ihrer" Aufzuchtpflanze entwickeln oder aber auf die andere überwechseln. Es standen also den Versuchstieren auch zur Eiablage beide Pflanzen simultan zur Wahl. Die Zucht wurde noch 14 Tage über die Geschlechtsreife hinaus weitergeführt, wobei die neuen Gelege alle 48 Stunden abgeklaubt und für Ampfer bzw. Chinarhabarber ausgezählt wurden. Es wurden insgesamt vier solche Zuchten (zwei für Ampfer und zwei für Chinarhabarber) durchgeführt. Zu den Ergebnissen siehe Tabelle 3:

Tab. 3

		Eiablagepflanze	
		Ampfer	Chinarhabarber
Futterpflanze	Ampfer	39	4
	Chinarhabarber	4	26

Die Zahlen geben die Gesamtzahlen der Gelege aus den vier Zuchten dieses Versuches an.

Aus Tabelle 3 ergibt sich eine Vierfelderkorrelation (nach E. Mittenekker [1960] von $r = 0,84$. Nach der Formel Chi-Quadrat $= N \cdot r^2$ liefert dieses $N = 73$ eingesammelten Gelegen eine Chi-Quadrat von 51,10 welches bei $FG = 2$ Freiheitsgraden sehr hoch gesichert erscheint.

Diese hochsignifikante Korrelation zwischen Futter- und Eiablagepflanze, und das bedeutet auch zwischen Fraß- und Eiablageverhalten, scheint nun die eingangs gemachte Vermutung, daß ausschließliche Fütterung ab ovo mit Chinarhabarber zur Prägung des Eiablageverhaltens auf diese Pflanze führen könnte, zu bestätigen und steht insofern in direktem Widerspruch zum Befund des Laborversuchs. Dieser vermeintliche Widerspruch läßt sich folgendermaßen auflösen:

Im Laborversuch wurden Eigelege nicht nur auf die befressenen Blätter, sondern auch auf die Dosenränder abgelegt. Auch auf später eingeführtes Wachspapier wurden Gelege angebracht. Daraus läßt sich schließen, daß der Ampferblattkäfer nicht speziell eine Pflanze zur Eiablage aufsucht, sondern die Gelege dort ablegt, wo er sich gerade befindet und frißt. Dies bestätigt sich im Glashausversuch. Dort entwickelten sich die aus den an Ampfer oder Chinarhabarber angebrachten Gelegen geschlüpften Versuchstiere jeweils nur auf „ihrer" Pflanze. Der Ampferblattkäfer ist außerordentlich standorttreu (V. Hilteshaus, 1965). Auch die Imagines zeigen kaum die Tendenz, von der Pflanze, die sie befressen, abzuwandern und legen daher auf der gleichen Pflanze auch ihre Gelege ab. Was im Glashausversuch also wie Prägung aussah, kann besser durch die Standorttreue von Gastrophysea viridula erklärt werden.

5. Wahlverhalten hinsichtlich chemischer Reize

Unter der Voraussetzung, daß in der Luft diffundierende chemische Reizstoffe ein wesentliches Merkmal der Nahrungspflanzen für den Ampferblattkäfer darstellen, wie C. J. C. Rees (1969) und L. M. Schoonhoven (1969) gezeigt haben, könnte man gegen die Laborversuche zum Fraß- und Eiablageverhalten einen Einwand erheben: Eine möglicherweise stattgefundene Prägung des chemischen Fernsinnes auf Chinarhabarber könnte deswegen mit den „Dosenversuchen" nicht erfaßt worden sein, weil chemische Reizstoffe der beiden Nahrungspflanzen die Luft in der feuchten Kammer der Dose so gleichmäßig gesättigt haben könnten, daß die Versuchstiere kein Gefälle mehr feststellen konnten.

Es schien daher geboten, die Nahrungsauswahl des Ampferblattkäfers noch einmal experimentell zu überprüfen. Dazu mußte den Versuchstieren zunächst Gelegenheit geboten werden, sich zwischen chemischen Reizen des Ampfers und des Chinarhabarbers zu entscheiden. Ferner war auch noch das Wahlverhalten der Larven hinsichtlich der Nahrung zu überprüfen. Ein „Dosenversuch" wie bei den Imagines wäre für die Larven nicht sehr geeignet gewesen, da sie sehr wenig fressen und so geringe Fraßmengen schwer meßbar sind.

Bei diesem Wahlversuch sollte daher der chemische Fernsinn für in Luft diffundierende Reizstoffe überprüft werden. Dazu werden die Versuchstie-

re in das Fußende eines Y-förmigen Rohres eingeführt. In einem Schenkel des Y-Rohres wurde ein Stück Ampfer, im anderen ein Stück Chinarhabarber deponiert. Die Versuchstiere konnten sich 24 Stunden lang in diesem System bewegen. Ihre Laufspuren wurden mit Tinte markiert. Es zeigte sich, daß kaum Rückwanderungen vorkommen. Um Seitenstetigkeiten auszuschließen, wurden die Seiten bei jeder Versuchswiederholung gewechselt. Es wurden Tiere aus allen in Abschnitt 2 definierten Gruppen getestet. Für jede dieser Gruppen wurde der beschriebene Versuch zehnmal mit je zehn Imagines und zehnmal mit je zehn Larven (nach der zweiten Häutung, denn vorher wandern sie kaum) durchgeführt.

In den Tabellen 4 und 5 ist für jede Gruppe die Zahl der Versuchstiere aus den 10 Versuchswiederholungen zusammengezählt (d. h. n=100). Die nicht gewanderten Tiere werden der Vollständigkeit halber angeführt, in der Berechnung aber nicht berücksichtigt. Larven und Imagines sind getrennt tabelliert.

Das Wahlverhalten von Larven und Imagines bei der Testung mit Pflanzenduftstoffen entspricht ziemlich genau jenem der Imagines bei der Testung ihres Fraß- und Eiablageverhaltens bei direktem Kontakt mit den Pflanzen. In allen Gruppen von Versuchstieren wird der Ampfer bevorzugt. Die einzelnen Gruppen unterscheiden sich in dieser Hinsicht nicht signifikant voneinander. Die Streuung der Resultate der (jeweils 10) Versuchswiederholungen für eine Gruppe ist so groß, daß die Unterschiede zwischen den Gruppen (A, C, AC, C6, C7 und C8) hinsichtlich der Bevorzugung des Ampfers praktisch bedeutungslos erscheinen. Dies gilt für Larven und Imagines in gleicher Weise. Es hat also durch ausschließliche Fütterung ab ovo mit Chinarhabarber bzw. durch die Aufzucht auf Chinarhabarber bei den Gruppen C und C6—8 keine Prägung des chemischen Fernsinnes auf Chinarhabarber stattgefunden.

Wie aus Tabelle 4 und 5 hervorgeht, reagiert Gastrophysea viridula bei der Nahrungssuche auch aufgrund rein chemischer Reize positiv und zieht dabei Ampfer dem Chinarhabarber ebenso vor wie beim Fraß- und Eiablageverhalten. Die Larven zeigen im Y-Rohr das gleiche Verhalten wie die Imagines.

Zeichenerklärung:

Ampfer %, Chinarhabarber % = Prozentsatz der in den Schenkel mit Ampfer bzw. in den Schenkel mit Chinarhabarber gewanderten Tiere, bezogen auf die Gesamtheit der gewanderten Tiere.

Nicht gewandert: es wurden nur diejenigen Versuchstiere als gewandert gezählt, die 24 Stunden nach Versuchsbeginn in einem der beiden Schenkel des Y-Rohres vorgefunden wurden.

Abweichung, Heterogenität, Insgesamt: vgl. Chi-Quadrat-Analyse nach A. Mudra (1958).

Tab. 4 (Larven)

	A	C	AC	C6	C7	C8	
Zu Ampfer gewandert	49	52	49	47	46	47	
Zu Chinarhabarber gewandert	28	27	36	30	29	26	
Nicht gewandert	23	21	15	23	25	27	
Ampfer %	63,63	58,43	57,65	61,04	61,33	64,38	
Chinarhabarber %	36,37	41,57	42,35	38,96	38,67	35,62	FG
Abweichung	5,72 *	2,52	1,98	3,75	3,85 *	6,04 *	1
Heterogenität	1,81	12,18	7,82	11,24	12,97	7,06	9
Insgesamt	7,54	14,71	9,81	14,99	16,82	13,10	10

Tab. 5 (Imagines)

	A	C	AC	C6	C7	C8	
Zu Ampfer gewandert	56	46	49	46	44	43	
Zu Chinarhabarber gewandert	32	40	38	33	39	42	
Nicht gewandert	12	14	13	21	17	15	
Ampfer %	63,64	53,49	56,32	58,23	53,01	50,59	
Chinarhabarber %	36,36	46,51	43,68	41,77	46,99	49,41	FG
Abweichung	6,54 *	0,41	1,39	2,13	0,30	0,01	1
Heterogenität	11,78	10,60	16,22	12,20	10,38	11,94	9
Insgesamt	18,32 *	11,02	17,61	14,34	10,68	11,96	10

Abweichung: das Chiquadrat der Abweichung testet das Verhältnis der Differenz zwischen den zu Ampfer und den zu Chinarhabarber gewanderten Tieren gegenüber der Nullhypothese (1 : 1-Erwartung).

Heterogenität = Chiquadrat insgesamt minus Chiquadrat der Abweichung.

Insgesamt: Chiquadrat insgesamt ist die Summe aller Chiquadrate, die aus dem Vergleich der hier nicht einzeln angeführten Einzelergebnisse (aus den jeweils 10 Versuchswiederholungen mit jeweils 10 Tieren pro Gruppe) gegenüber der Nullhypothese (1 : 1-Erwartung) resultieren.

FG = Freiheitsgrade.

A, C, AC, C6, C7, C8 = Gruppen von Versuchstieren (siehe Abschnitt 2)

6. Wahlverhalten hinsichtlich optischer Reize

In Anbetracht dessen, daß die meisten Versuche eine Bevorzugung des Ampfers vor Chinarhabarber ergaben, war es auffällig, daß die Ampferblattkäfer dann eindeutig den Chinarhabarber vorzogen, wenn ihnen beide Pflanzen unter annähernd natürlichen Bedingungen im Glashaus simultan dargeboten wurden. Die Versuchstiere ließen sich dann fressend auf dem Chinarhabarber nieder. Es schien geboten, diesen Widerspruch experimentell aufzuklären. Dazu wurde ein Glashaus- und ein Laborversuch durchgeführt.

Beim Glashausversuch wurde zwischen eine Ampfer- und eine Chinarhabarberpflanze, die in 50 cm Abstand voneinander eingesetzt waren, eine kreisrunde Glasplatte gelegt, in deren Mitte zehn Versuchstiere gesetzt wurden. Ihnen wurde 10 Minuten Zeit gegeben, auf eine der beiden Pflanzen zuzuwandern. Dieser Versuch wurde mit Larven nach der zweiten Häutung und Imagines je fünfmal wiederholt.

In Tabelle 6 ist sowohl für Larven als auch für Imagines die Zahl der Versuchstiere aus den 5 Versuchswiederholungen mit je 10 Tieren zusammengezählt (d. h. n=50). Die nicht gewanderten Tiere werden der Vollständigkeit halber angeführt, in der Berechnung aber nicht berücksichtigt.

Tab. 6

	Larven	Imagines	
Zu Ampfer gewandert	8	9	
Zu Chinarhabarber gewandert	28	38	
Nicht gewandert	14	3	
Ampfer %	22,22	19,15	
Chinarhabarber %	77,78	80,85	FG
Abweichung	11,11 **	17,89 **	1
Heterogenität	5,46	3,26	4
Insgesamt	16,57 **	21,55 **	5

Zeichenerklärung:

Ampfer %, Chinarhabarber %: Prozentsatz der in Richtung auf die Ampfer- bzw. die Chinarhabarberpflanze gewanderten Tiere, bezogen auf die Gesamtheit der gewanderten Tiere.

Nicht gewandert: Es wurden nur diejenigen Versuchstiere als „gewandert" gezählt, die den Rand der Glasplatte erreicht hatten.

Aus Tabelle 6 ergibt sich, daß Chinarhabarber unter annähernd natürlichen Bedingungen im Glashaus dem Ampfer statistisch signifikant vorgezogen wird. Die Signifikanz ist sowohl für Larven als auch für Imagines hoch gesichert. Der Glashausversuch bestätigt also den eingangs gemachten überraschenden Befund einer Bevorzugung des Chinarhabarbers. Hätten die Versuchstiere im Glashaus aufgrund des chemischen Fernsinnes gewählt, dann hätten sie ja zum Ampfer laufen müssen. Man kann daher schließen, daß unter annähernd natürlichen Bedingungen der optische Sinn für das Aufsuchen der Nahrung von Bedeutung ist. Der Chinarhabarber ist dem Ampfer offenbar aufgrund optischer Reize vorgezogen worden.

Im Laborversuch sollten nun diese optischen Reize geklärt werden. Eine Prägung der Versuchstiere auf das Aussehen des Chinarhabarbers war auszuschließen, da sie ja ab ovo in Dosen mit Blattstücken gefüttert worden waren und demnach nie Gelegenheit bekommen hatten, das Erscheinungsbild der Pflanze zu sehen. Aus diesem Grunde brauchte auch nicht zwischen Gruppen von Versuchstieren mit verschiedenen Aufzuchtsbedingungen unterschieden zu werden. Zur Überprüfung der möglichen Wirksamkeit des optischen Erscheinungsbildes beider Pflanzen wurde folgender Attrappenversuch gemacht:

Um die schon im Glashausversuch verwendete Glasplatte wurde ein weißer Zylinder gestellt, an dessen Innenseite Figuren angebracht werden konnten. Folgende Attrappen aus grünem Papier wurden verwendet: (U) groß und unstrukturiert, (S) groß und strukturiert, (u) klein und unstrukturiert und (s) klein und strukturiert. In die Mitte der Glasplatte wurden jeweils 20 Larven bzw. 10 Imagines gesetzt.

Die Attrappen (U), (S), (u) und (s) waren in gleichgroßen Abständen voneinander am Inneren des Zylinders so angeklebt, daß sie mit dem unteren Rande die Scheibe berührten. Die Tiere konnten in dieser Versuchsanordnung 10 Minuten lang frei wandern. Dieser Versuch wurde mit Larven nach der zweiten Häutung fünfmal und mit Imagines zehnmal wiederholt.

In Tabelle 7 sind alle Tiere aus den 5 Wiederholungen mit Larven (je 20) und aus den 10 Versuchswiederholungen mit Imagines (je 10) zusammengezählt (n= je 100). Die nicht gewanderten Tiere werden der Vollständigkeit halber angeführt, in der Berechnung aber nicht berücksichtigt.

Tabelle 7 zeigt, daß S als die größte und strukturierte Blattattrappe allen anderen vorgezogen wurde. Diese Bevorzugung ist bei Larven sehr hoch und bei Imagines hoch gesichert. Die Frage, warum der Chinarhabarber unter annähernd natürlichen Bedingungen im Glashaus dem Ampfer vorgezogen wurde, kann also dahingehend beantwortet werden, daß der Ampferblattkäfer die größte strukturierte grüne Fläche in seinem Ge-

sichtsfeld wählt. Dieses Verhalten steht zwar mit der bisher festgestellten Bevorzugung des Ampfers in Widerspruch, ist aber jedenfalls sicher nicht auf Prägung zurückzuführen. Die Ergebnisse dieser Zusatzversuche lassen also ebensowenig wie die der eigentlichen Hauptversuche zum Fraß- und Eiablageverhalten den Schluß auf eine mögliche Prägung zu. Die Bevorzugung des Ampfers blieb immer die gleiche und erscheint demgemäß als genetisch festgelegt. Nur scheinbar widerspricht dem die bei dem optischen Wahlversuch im Glashaus festgestellte Bevorzugung des Chinarhabarbers. Da der Chinarhabarber in der natürlichen Umwelt des Ampferblattkäfers nicht vorkommt, ist die größte strukturierte Fläche im Gesichtsfeld des Ampferblattkäfers normalerweise der Ampfer. Findet jedoch der Käfer in seinem Lebensraum den optisch auffälligeren Chinarhabarber, so wird er ihn auch befallen. Wegen der großen Standorttreue von *Gastrophysea viridula* wird dann der Befall des Chinarhabarbers nicht minder stark sein als der des Ampfers, obgleich Gastrophysea eine angeborene

Tab. 7

	Larven	Imagines	
Zu U gewandert	7	8	
Zu S gewandert	54	49	
Zu u gewandert	11	20	
Zu s gewandert	9	22	
Nicht gewandert	15	1	
U %	8,22	8,08	
S %	68,26	49,50	
u %	12,94	20,20	
s %	10,58	22,22	FG
Abweichung	75,39 ***	36,31 ***	3
Heterogenität	25,99 *	62,20 **	12
Insgesamt	101,38 ***	62,20 **	15

Zeichenerklärung:

U, S, u, s = Attrappen (groß und unstrukturiert, groß und strukturiert, klein und unstrukturiert, klein und strukturiert)

U%, S %, u %, s % = Prozentsatz der in Richtung auf die Attrappen U, S, u und s gewanderten Tiere, bezogen auf die Gesamtheit der gewanderten Tiere. Nicht gewandert: Es wurden nur diejenigen Versuchstiere als gewandert gezählt, die den Rand der Glasplatte erreicht hatten.

Übrige: vgl. Tabelle 4 und 5

Präferenz für den Ampfer hat. H. Engel (1956) erwähnt übrigens, daß Heilpflanzenkulturen des Chinarhabarbers im Schwarzwald von den Käfern befallen wurden.

7. Resultat

Zusammenfassend ist zu sagen, daß aus den vorliegenden Untersuchungsergebnissen keine Prägung bei *Gastrophysea viridula* abgeleitet werden kann. Es ist daher der von Pimentel, Smith und Sonas (1967) vertretenen These, die Insekten seien nicht prägbar, vor der Gegenthese in ihren verschiedenen Formen der Vorzug zu geben.

Zusammenfassung:

Die Angaben zur Frage der Prägbarkeit des Fraß- und des Eiablageverhaltens bei phytophagen Insekten sind widersprüchlich. Diese Frage sollte daher in Versuchen mit dem Ampferblattkäfer, *Gastrophysea* viridula Deg. (Coleoptera, Chrysomelidae), noch einmal aufgegriffen werden. Der Ampferblattkäfer lebt in Europa als monophages Insekt ausschließlich auf dem Ampfer (*Rumex* sp.) wo er auch seine Eier ablegt. Es konnte jedoch bewiesen werden, daß er ohne ernährungsphysiologische Schädigungen oder andere Veränderungen auf einer in seinem Lebensraum natürlich nicht vorkommenden zweiten Futterpflanze, dem Chinarhabarber *(Rheum palmatum)* bis zu 12 Generationen gezüchtet werden kann. Somit ist er also eigentlich oligophag.

Durch ausschließliche Fütterung ab ovo mit Chinarhabarber sollten nun die Versuchstiere in ihrem Fraß- sowie Eiablageverhalten auf diesen geprägt werden. Beim Vergleich mit der Kontrollgruppe von Tieren, die ihre natürliche Futterpflanze beibehalten hatten, zeigte sich jedoch kein statistisch signifikanter Unterschied zwischen beiden Gruppen, sondern vielmehr die beiden eine Bevorzugung des Ampfers sowohl beim Fraß- wie auch beim Eiablageverhalten.

Aufgrund dieser Versuche kann also von einer Prägung des Fraß- wie auch des Eiablageverhaltens bei diesen Insekten nicht gesprochen werden.

Anmerkungen

(1) Vgl. E. H. Hess (1959), K. Lorenz (1967), K. Immelmann (1970), B. Tschanz (1971) oder I. Eibl-Eibesfeldt (1972). In der Praxis ist jedoch, wie E. Klinghammer (1967, zit. n. Eibl-Eibesfeldt, 1972) einräumt, die Prägung nicht immer leicht gegen die anderen Arten des Lernens abzugrenzen. W. Thorpe (1963) ist der Ansicht, daß überhaupt kein grundlegender Unterschied zwischen Prägung und anderen Lernarten besteht.

(2) Darauf hat vor allem Lorenz großes Gewicht gelegt (vgl. op. cit.). Wie jedoch Eibl-Eibesfeldt zu Recht bemerkt, unterscheidet sich in dieser Hinsicht die Prägung nicht wesentlich von anderen Arten des Lernens.

(3) Dies ist ein Hauptunterschied zwischen Prägung und Konditionierung.

(4) Dieses Prinzip besagt, in der Formulierung von N. Takata (1961) „Wenn oligophage Insekten einige Generationen auf einer bestimmten Futterpflanze verbringen und an sie adaptiert werden, neigen ihre Adulten offenbar dazu, sie als Eiablagepflanze zu bevorzugen". Der Ausdruck „Adaption" ist hier allerdings wenig glücklich gewählt.

(5) Bei Versuchen mit der Stubenfliege *(Musca domestica)* kamen Pimentel, Smith und Sonas zu dem Ergebnis, daß die Präferenz für ein zur Eiablage bestimmtes Medium nicht von der Konditionierung auf das Medium während der Larvalzeit, sondern von einer realen genetischen Basis abhängt. — In diesem Artikel sind viele frühere Experimente verarbeitet, die das gleiche besagen, nämlich, daß ein gesteuerter Selektionsdruck vorliege.

(6) Jermi, Hanson und Dethier führten ihre Versuche mit Larven des letzten Entwicklungsstadiums von *Manduca sexta* (einer Sphingide) und Heletotis zea (einer Noctuide) durch. Die Präferenz für eine bestimmte Wirtspflanze (innerhalb eines vorgegebenen Wirtschaftspflanzenkreises) konnte unter bestimmten Bedingungen bereits nach einer einmaligen Fütterung induziert werden. Die einmal erworbene Präferenz wurde selbst nach zwei Häutungen und nach Ernährung mit künstlicher Nahrung nicht ausgelöscht.

(7) Nach W. Kühnelt (1970) lassen sich Raupen des Eichenspinners *(Lasiocampa quercus)* unter Verlusten auf Buchenblätter gewöhnen und kehren dann nur unter deutlichem Widerstand auf Eichenblätter zurück. Nach Hovanitz und Chang hätten jene Larven von *Pieris rapae* (Kohlweißling), die auf *Nasturtium* sp. (Brunnenkresse) gezüchtet worden waren, eher diese Pflanze angenommen, als solche, die mit *Brassica* sp. (Kohl) gefüttert worden waren. Hovanitz stellte darüber hinaus fest, daß die erste Konditionierung bei *Pieris rapae* über das Larvalstadium hinaus in das adulte Stadium anhalte.

(8) Bei der Konditionierung wird ein Reiz, der eine bestimmte Reaktion zuverlässig bedingt, mit einem anderen, welcher sie normal nicht bedingt, gemeinsam in einer systematischen und zeitlichen Anordnung dargeboten, bis der normalerweise nicht bedingte Reiz eine ähnliche Reaktion wie der Originalreiz hervorruft. Vgl. dazu den Artikel „Konditionierung (Konditionieren)" von H. C. Holland in Arnold, Eysenck und Meili (1971).

(9) Thorpe und Jones haben ihre Versuche mit *Nemeritis,* auch *Idechtis, canescens* Grav. (Mehlmottenschlupfwespe) angestellt, bei welcher sie die Möglichkeit der Konditionierung und Dekonditionierung während des ganzen Lebens behaupten, allerdings mit der Einschränkung, daß sie im Larvalstadium stärker sei. Der Kuriosität halber sei hier noch hinzugefügt, daß die beiden Autoren eine Konditionierung auch während des Kokonstadiums nicht ausschließen, welches Faktum sie aber nicht näher erklären.

(10) In diesen Arbeiten wird ausgesagt, daß *Gastrophysea viridula* unter Verlusten an eine neue Futterpflanze, den Buchweizen, adaptiert werden konnte, worauf sich eine neue Form gebildet habe, die sich in physiologischer Hinsicht, vor allem durch die Eireife, vom ursprünglichen Erscheinungsbild dieser Art unterschieden habe. Kusnietzov (1952) behauptet auf Grund einer Auswertung früherer Literatur sowie eigener Experimente mit Lepidopteren, daß die Konditionierung auf neue Nahrung mit der Zeit zur Herausbildung neuer Formen innerhalb der Arten führe. Kozhanzikov (1958) schließlich weist darauf hin, daß sich bei *Pediculus humanus* L. (Menschenlaus) von welcher zwei Formen (Kopflaus und Kleiderlaus) auftreten, durch Konditionierung die eine Form in die andere verwandeln könne.

(11) Zur Lyssenko-Schule vgl. Kapitel 8 (die „Neue Vererbungslehre". I. W. Mitschurin und T. D. Lyssenko) in G. A. Wetter, (1962).

(12) In seiner bereits erwähnten Arbeit von 1969 (siehe Anm. 7) nimmt Hovanitz an, daß sich die Konditionierung im Larvalstadium auf das adulte Stadium und sogar auf die nachfolgenden Generationen auswirke. In Kreuzungsversuchen mit derart dauermodifizierten Stämmen (wobei eine Dauermodifikation durch mehrere Generationen den Effekt verstärken soll) sei ein den Mendelschen Erbregeln entsprechendes Verhalten festgestellt worden. Dabei sollte nicht unerwähnt bleiben, daß nach Hovanitz „die Konditionierung reversibel ist, sofern die Individuen überleben".

(13) Die Resultate von Takata sind dadurch besonders bemerkenswert, daß sie mit demselben Versuchstier erzielt wurden wie die ihnen entgegengesetzten Resultate von Hovanitz und Chang (1962) sowie von Hovanitz (1969), nämlich mit dem Kohlweißling.

(14) 1973 von der Philosophischen Fakultät der Wien als Dissertation angenommen. Hauptgutachter Prof. Dr. Friedrich Schaller.

(15) Zum Ampferblattkäfer vgl. I. V. Kozhancikov (1941), H. Engel (1956), E. Merz (1959), V. Hilteshaus (1965) sowie K. Renner (1970).

(16) Auch Zierrhabarber, Kantonrhabarber oder handlappiger Rhabarber genannt.

(17) Vgl. dazu E. Merz (1959). Fast alle der Versuchstiere von Merz nahmen z. B. ausgekochte Blätter, die getrocknet und dann mit Zuckerwasser wiederaufgeweicht worden waren, als Alternativnahrung an. (Hierzu ist zu bemerken, daß das Auskochen als Methode zur völligen Entfernung vieler Inhaltsstoffe unzulänglich ist). Weiter hat Merz gezeigt, daß die Imagines oft strenger spezialisiert sind als die Larven, welche z. T. auch solche Pflanzen als Futter annehmen, auf welchen bisher noch keine Eier gefunden bzw. von gefangenen Imagines abgelegt worden waren. Auch dies wurde im vorliegenden Versuch bestätigt. Es gibt hierzu allerdings die Ausnahme von *Rheum officinale,* die für Imagines als Nahrung geeignet, für Larven aber toxisch ist.

Nach Abschluß dieser Versuche kam dem Autor zu Kenntnis, daß auch *Polygonum* sp. (Knöterich) als Futterpflanze für den Ampferblattkäfer dienen könnte. Die Publikation seiner Versuche mit Polygonum behält sich der Autor noch vor.

(18) Vgl. dazu W. Stagl (1973), Tabellen 2 und 3 (pp. 18—21).

(19) Die Unterschiede zwischen den einzelnen Dosen in der Präferenz des Ampfers können besser mit Qualitätsschwankungen der Futterpflanzen im Laufe des Versuchs erklärt werden. Diese Qualitätsunterschiede können auf die folgenden Faktoren zurückgeführt werden: (1) physiologische Veränderung derselben Pflanze innerhalb eines Jahresablaufes, (2) Verschiedenheiten des Standortes selbst auf engem Raum, (3) Graduelle Abweichungen beim Schädlingsbefall und (4) individuelle Unterschiede zwischen den einzelnen Pflanzen.

Auf die Anwendung von Pflanzenschutzmitteln wurde wegen deren möglicher Nebenwirkung auf die Versuchstiere verzichtet.

(20) Vgl. dazu W. Stagl (1973), Tabellen 5 und 6 (pp. 24—26).

(21) Vgl. dazu H. Engel (1956).

Literatur

Eibl-Eibesfeldt, I. (1972): Grundriß der vergleichenden Verhaltensforschung. 3. Aufl., München

Engel, H. (1956): Beiträge zur Lebensweise des Ampferblattkäfers (*Gastroidea viridula* Deg.). Zeitschrift für angewandte Entomologie, 38.

Hess, E. H. (1959): Imprinting, an Effect of Early Experience. Science, 130: 133—141

Hilteshaus, V. (1965): Biologisch-ökologische Untersuchungen an Blattkäfern der Gattung *Lema* und *Gastroidea*. Zeitschrift für angewandte Zoologie, 52.

Holland, H. C. (1971): Konditionierung (Konditionieren). In: W. Arnold, H. J. Eysenck und R. Meili (Hrsgbr.): Lexikon der Psychologie. Bd. 2. Freiburg i. Br.

Hovanitz, W. (1969): Inherited and/or Conditioned Changes in Hostplant Preference in *Pieris*. Entomologia experimentalis et applicata 12. Amsterdam

Hovanitz, W., und V. C. S. Chang (1962): Three factors affecting larval choice of food plant. Journal of Research of Lepidoptera 1.

Immelmann, K. (1970): Lernen durch Prägung. n+m, „Naturwissenschaft und Medizin", 7: 31.

Jermi, T., F. E. Hanson und V. G. Dethier (1968): Introduction of Specific Food Preference in Lepidopterous Larvae. Entomologia experimentalis et applicata 11. Amsterdam

Klinghammer, E. (1967): Factors Influencing Choice of Mate in Altricial Birds. In: H. W. Stevenson (Ed.): Early Behaviour. New York.

Kogan, M., und R. D. Goeden (1969): A photometric technique for quantitative evaluation of feeding preferences of phytophagous insects. Annals of the Entomological Society of America 62.

Kozhancikov, I. V. (1958): Biologische Besonderheiten der europäischen Spezies des Genus *Galerucella* und die Differenzierung der biologischen Formen in *Galerucella lineola* L.: Trudy Zoologičeskogo Instituta 24. (Titel übersetzt).

Kühnelt, W. (1970): Grundriß der Ökologie. 2. Aufl. Jena.

Kusnetzov, V. I. (1952): The question of adaptation in lepidopterous species to new feeding conditions. Trudy Zoologičeskogo Instituta 11.

Lorenz, K. (1935): Der Kumpan in der Umwelt des Vogels. Journal für Ornithologie, 83: 137—413.

— (1967): Über tierisches und menschliches Verhalten. Aus dem Werdegang der Verhaltenslehre. Gesammelte Abhandlungen München.

Merz, E. (1959): Pflanzen und Raupen. Biologisches Zentralblatt, H. 1.

Mittenecker, E. (1960): Planung und statistische Auswertung von Experimenten. Eine Einführung für Psychologen, Biologen und Mediziner. 3. Aufl. Wien.

Mudra, A. (1952): Einführung in die Methodik der Feldversuche. Leipzig.

— (1958): Statistische Methoden für landwirtschaftliche Versuche. Berlin und Hamburg.

Pimentel, D., G. J. C. Smith und J. Sonas (1967): A Population Model of Sympatric Speciation. American Naturalist 101.

Rees, J. C. (1969): Chemoreceptor Specifity Associated With Choice of Feeding Site by the Beetle *Chrysolina brunsvicensis* on its Foodplant *Hypericum hirsutum*. Entomologia experimentalis et applicata 12. Amsterdam.

Renner, K. (1970): Zur Fortpflanzungsbiologie und Embryonalentwicklung von *Gastroidea viridula* Deg. (Col., Chrysomelidae). Zoologischer Anzeiger 185, H. 3/4.

Schoonhoven, L. M. (1969): De rol van de Chemische Zin bij de Herkenning van Waardplanten door Insecten. Mededelingen van de Rijksfakulteit voor Landbouw-Wetenschappen 32, Nr. 3/4. Gent.

Stagl, W. (1973): Versuche zur Prägung des Fraß- und Eiablageverhaltens beim Ampferblattkäfer *Gastrophysea viridula* Deg. (Col., Chrysomelidae). Phil. Diss. Wien.

Takata, N. (1961): Studies on the host preference of common cabbage butterfly *Pieris rapae crucivora*. Successive rearing of cabbage butterfly larva with certain hostplants and its effect on the ovipositional preference in adult. Japanese Journal of Ecology 2.

Thorpe, W. H. und F. G. W. Jones (1937): Olfactory Conditioning in a Parasitic Insect and its Relation to the Problem of Host Selection. Proceedings of the Royal Society, Series B., 124.

Thorpe, W. H. (1963): Learning and instinct in animals. London.

Tschanz, B. (1971): Prägung. In: W. Arnold, H. J. Eysenck und R. Meili (Hrsgbr.): Lexikon der Psychologie. Bd. 2. Freiburg i. Br.

Wetter, G. A., SJ (1962): Philosophie und Naturwissenschaft in der Sowjetunion. München.

Anschrift des Verfassers: Dr. Wolfgang Gregor Stagl, Mariahilfer Str. 112,
A 1070 Wien